# Erster Nachweis von Regurgitationsfütterungen bei einer cribellaten Spinne (*Stegodyphus lineatus* Latreille, 1817, Eresidae)

Von

E KULLMANN, H. SITTERTZ und W. ZIMMERMANN, Bonn

## I. Einleitung

Fütterungen durch Regurgitation, also Weitergabe aus dem Darm stammender Nahrung von Mund zu Mund, waren bisher innerhalb der Ordnung der Echten Spinnen (Araneae) nur von den beiden ecribellaten Arten *Theridion notatum* (Linné) [= *Th. sisyphium* (Clerck)] und *Theridion impressum* L. Koch (Fam.: Theridiidae) bekannt. Bei ihnen versorgen die Mütter ihre Jungen nach Verlassen des Kokons mit einem Nährsaft, der über die Mundöffnung abgegeben wird.

Es lag nahe, der Frage nachzugehen, ob nicht auch die Nachkommen anderer Spinnen auf diese Weise gefüttert werden. Der Gedanke ist schon deshalb nicht abwegig, da sie alle über die dazu erforderlichen anatomischen und reflektorischen Voraussetzungen im Zusammenhang mit der extraintestinalen Verdauung ihrer Nahrung verfügen. Außerdem besteht bei vielen Arten ein inniger Kontakt zwischen den Weibchen und den von ihnen gebauten Kokons, wobei in vielen Fällen die Kokonpflege nach Schlupf der Jungspinnen in eine z. T. hochentwickelte Brutpflege übergehen kann.

Es wurden in den letzten Jahren mit Hilfe der Radioisotopentechnik in der früher näher beschriebenen Weise (s. Kullmann und Kloft 1968) zahlreiche „verdächtige" Spinnenarten untersucht, d. h. also solche, deren Weibchen sich in der Nähe des Kokons aufhalten und den Schlupf der Jungspinnen erleben. Alle diese Versuche erbrachten zunächst keine Fütterungsnachweise.

Immerhin konnten bisher durch die Anwendung der Tracermethode Regurgitationsfütterungen bei folgenden Spinnenarten eindeutig ausgeschlossen werden:

Cribellata: Filistatidae: *Filistata insidiatrix*; Zoropsidae: *Zoropsis spinimana*.

Ecribellata: Dysderidae: *Segestria florentina*; Sicariidae: *Scytodes thoracica*; Pholcidae: *Pholcus opilionides*; Urocteidae: *Uroctea durandi*; Theridiidae: *Theridion lunatum, Theridion tepidariorum, Theridion redimitum, Theridion tinctum, Teutana castanea, Teutana triangulosa*; Linyphiidae: *Pityohyphantes phrygianus*; Araneidae: *Araneus displicatus, Araneus alpinus*; Agelenidae: *Agelena labyrinthica, Coelotes atropos*; Pisauridae: *Pisaura listeri*; Clubionidae: *Cheiracanthium erraticum*; Thomisidae: *Xysticus desidiosus*.

Außerdem wurden nicht bis zur Art determinierte Vertreter folgender Gattungen in die Versuche einbezogen: *Zelotes* spec. (Gnaphosidae), *Lycosa* spec. (Lycosidae), *Clubiona* spec. (Clubionidae).

Die Vermutung jedoch, daß Mund-zu-Mund-Fütterungen ebensowenig auf die beiden bisher dafür bekanntgewordenen Arten wie auf die Familie der Haubennetzspinnen oder den Kreis der Ecribellata beschränkt ist, erwies sich nunmehr durch den eindeutigen Nachweis derselben bei der cribellaten Spinne *Stegodyphus lineatus* (Eresidae) als richtig. Außer radioaktiven Messungen wurden Wägungen durchgeführt, um die von den Weibchen an die Jungen verfütterten Nahrungsmengen festzustellen. Darüber wird im folgenden berichtet.

## II. Herkunft und Haltung der Versuchsspinnen

Die in die Untersuchungen einbezogenen Spinnen wurden am 25. 5. 1970 von Frl. Dipl.-Biol. Storai Nawabi in Südostafghanistan (Logartal, 2000 m, ca. 30 km südöstlich von Kabul) entdeckt und eingesammelt. Auch an dieser Stelle möchten wir uns für die Überlassung der Tiere bedanken, zumal sie bemüht war, daß diese uns schon in den nächsten Tagen auf dem Luftweg zugestellt wurden.

Bei den am 29. 5. 1970 in Bonn eingetroffenen Spinnen handelte es sich um 5 ♀ (Länge: 13 mm), 1 reifes ♂ (Länge: 9 mm) und 2 subadulte ♂. Im Gegensatz zu der normalen Ausfärbung für *Stegodyphus lineatus* (samtschwarzer Hinterleib mit weißer dorsaler Mittellinie), besaßen alle aus dem Logartal vorliegenden Weibchen ein gleichmäßig weißes Abdomen, während die Männchen die typischen Zeichnungen aufwiesen. Von einer anderen Stelle (Jalalabad, Ostafghanistan) liegen uns inzwischen normal ausgefärbte Weibchen einer weiteren Population vor. Über diesen und weitere Unterschiede bei den beiden Populationen wird später ausführlicher berichtet.

Die in die Radioaktivitäts-Untersuchungen einbezogenen Tiere wurden in Versuchsgefäße eingesetzt, die mit einem Gerüst aus trockenen Zweigen beschickt waren. Sie bauten ihre Netze dorthinein und konnten zur genaueren Beobachtung, zum Fotografieren und vor allem für die Messungen und Wägungen mit ihren Geweben aus den Gefäßen herausgenommen werden. Nach der Netzherstellung sind die Tiere ortstreu und können auch außerhalb von Zuchtgefäßen gehalten werden, wobei die Gefahr einer Auswanderung gering ist.

### *a) Das Netz*

Das Netz von *St. lineatus* (bezüglich näherer Einzelheiten siehe auch Millot und Bourgin 1942) besteht aus einer Kombination von Wohn- und Fanggewebe. Der Wohnanteil besteht aus einer dicht gesponnenen, blind endenden Röhre, die sich trichterförmig erweitert. Die Wandung des Trichters ist weitmaschig gesponnen und besteht zu einem erheblichen Anteil aus Cribellum-Fangfäden. Seine Öffnung wird vielfach wieder ver-

engt, so daß ein blasenförmiger Hohlraum entstehen kann, zu dem nur durch ein mehr oder weniger großes Loch Zugang besteht. In die weitere Umgebung führen radiale Fäden, zwischen denen die äußerst fängigen Cribellum-Fäden ausgespannt werden.

*b) Kokonpflege*

Der Herstellung des Kokons geht der Ausbau des trichterförmigen Vorraumes zu einer geräumigen Kokonstube mit dichter Gespinstwandung voraus; diese wird bis auf eine kleine Öffnung verschlossen.

In seiner Struktur entspricht der im Innern gebaute Kokon dem im Verwandtschaftskreis der Ereisiden verbreiteten Typ. Er ist kreisrund, linsenförmig und hat in den von uns ausgemessenen Fällen einen Durchmesser von 10 mm. Das Weibchen hält sich meist in der Nähe des Kokons auf, erfaßt ihn bei Beunruhigung und transportiert ihn an eine andere Stelle. Bei stärkeren Störungen zieht es denselben sogar bis in die enge Wohnröhre hinein. Es wird also eine ausgesprochene Kokonpflege betrieben.

Der Schlupf der Jungspinnen kündigt sich dadurch an, daß die nach außen führende Öffnung der „Kokonstube" durch Fäden dicht verschlossen wird. Auch in dieser Zeit spricht die Mutterspinne weiterhin auf Beute an.

Schon während des Transportes nach Deutschland hatten 3 Weibchen ihre Kokons gebaut. Die Kokonbauzeit fiel zwischen den 25. 5. und 14. 7. Die Zahl der geschlüpften Jungspinnen lag zwischen 80 und 100. Von 2 Weibchen wurden mehr als ein Kokon gebaut. Es handelt sich einmal um ein Tier, daß nur abnorm wenige Jungspinnen hatte; der 2. Kokon enthielt jedoch keine Eier. Im zweiten Fall fraß das Weibchen — vermutlich infolge von Beunruhigung bei den Messungen — seine Jungspinnen nach dem Schlupf auf, baute danach aber noch 3 weitere Kokons, die 126 und 88 nichtentwickelte Eier enthielten; der letzte war leer.

Im Unterschied zu den im folgenden näher zu behandelnden 3 Individuen, die eine normale Brutpflege mit einer größeren Zahl an Jungspinnen durchführten, war die Lebensdauer der zuvor erwähnten Weibchen erheblich länger, wodurch zum Ausdruck kommt, daß sie sich im Normalfall bei der Aufzucht der Jungen erschöpfen.

*c) Brutpflege*

Der Schlupf der Jungspinnen aus dem Kokon vollzieht sich im Innern der dicht geschlossenen „Kinderstube". Die Weibchen öffnen die Kokonhülle mit den Cheliceren an der Kante und ermöglichen damit den Jungen, die sich zuvor beim Sprengen der Eihülle einmal gehäutet haben, das Herauskommen. Geschieht dies nicht, wie in 2 Fällen beobachtet werden konnte, so sind sie offensichtlich nicht in der Lage, aus eigenen Kräften herauszukommen und verkümmern schließlich. Die aktive Beteiligung der Weibchen beim Schlupf der Jungen zeigte sich, als die Jungspinnen in

einem Kokon aus ungeklärten Gründen (Austrocknung?) gestorben waren; als sie mehrere Tage nach dem zu erwartenden Schlupf nicht erschienen, öffnete das Weibchen den Kokon so weit, daß die eingetrockneten Jungspinnen herausfielen.

Die direkte Beobachtung ist zum Zeitpunkt des Schlupfes sehr schwierig, da die Weibchen nicht nur die normale Eingangsöffnung, sondern auch künstlich geschaffene Öffnungen sofort zuspinnen und dann schließlich — wie sich zeigte — die Gefahr besteht, daß sie bei zu großer Beunruhigung die Jungen auffressen. Um so wichtiger wurde damit die vorher durchgeführte Radioaktivierung der Weibchen: In der 1. Versuchsreihe ließ sich bei direkter Beobachtung zwar erkennen, daß sich die Jungen schon bald nach Verlassen des Kokons vornehmlich am Körper der Mutter und hier vor allem an der Mundregion aufhielten (s. Abb. 1) und daß einige sichtlich zugenommen hatten, ohne daß Beute zugefüttert worden war; den eindeutigen Beweis jedoch, daß dies nur aufgrund von Zufütterungen durch die Mutterspinne und nicht etwa durch Kannibalismus der Jungspinnen, wie er von anderen Arten bekannt ist, erfolgt sein konnte, erbrachten die Messungen der Radioaktivität.

## IV. Meßergebnisse zu den Regurgitationsfütterungen

Es wurden 3 Weibchen nach Herstellung ihres Kokons über Fliegen mit $^{32}$P radioaktiv gemacht. Das erste Weibchen fraß sämtliche Jungspinnen

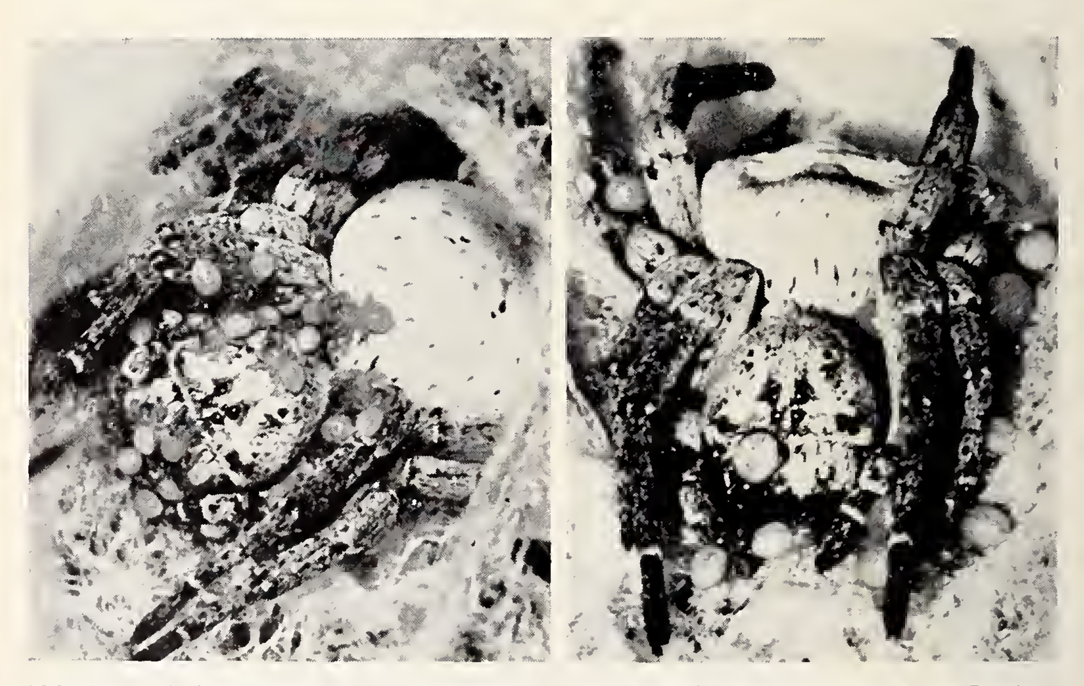


Abb. 1 und 2. Weibchen und Jungspinnen von *Stegodyphus lineatus*. 1. zu Beginn, 2. im fortgeschrittenen Stadium der Regurgitationsfütterung. Das eingefallene Abdomen zeigt, wie sehr sich die Mutterspinne bei der Fütterung erschöpft hat.

nach dem Schlupf auf, vermutlich aufgrund der Störungen, die mit der Eröffnung des Wohngespinstes verbunden sind. In den beiden anderen Fällen gelang es jedoch, die Jungspinnenaufzucht bis zum Tode der Mutterspinnen zu verfolgen. Die Befunde werden im folgenden als 1. und 2. Versuchsreihe zusammengefaßt. Bei 2 weiteren, nicht radioaktiven Weibchen und ihrer Nachkommenschaft wurden vergleichende Beobachtungen gemacht.

*1. Versuchsreihe* (Tabelle 1)

In diesem Falle erfolgte keine Zufütterung des Weibchens mit Beute nach dem Schlupf der Jungspinnen. In der folgenden Tabelle sind die Meßergebnisse von 6 Meßtagen zusammengefaßt. In Klammern gesetzt ist die Zahl der jeweils gemessenen Jungspinnen, die der Berechnung der Mittelwerte zugrunde liegt. Die unterschiedliche Anzahl ergibt sich daraus, daß an den einzelnen Meßtagen nur soviele Individuen zu den Messungen herangezogen wurden, wie sie ohne zu große Zerstörung des Wohngespinstes erreichbar waren; das Ausmaß an Störungen sollte somit in Grenzen gehalten werden, um den Ablauf des Fütterungsgeschehens nicht zu sehr zu beeinflussen.

Tabelle 1: Radioaktivität der Jungen der 1. Versuchsreihe. Die Zahlen in den mittleren drei Rubriken geben die Radioaktivität, gemessen in Impulsen pro 100 Sekunden, an. In Klammern gesetzt ist die Zahl der pro Meßtage gemessenen Jungspinnen

| Meßtag | Radioaktivität der Jungspinnen (Imp./100 sec.) | | | Bemerkungen |
|---|---|---|---|---|
| | maximal | minimal | mittlere | |
| 18. 6. 1970 | | | | Schlupf der Jungen |
| 19. 6. | 213 | 0 | 62 (44) | |
| 23. 6. | 1 321 | 96 | 368 (53) | |
| | | | | 1. Häutungen |
| 26. 6. | 1 617 | 178 | 453 (74) | |
| 29. 6. | 1 502 | 129 | 439 (84) | Weibchen tot |
| 3. 7. | | | | 2. Häutungen |
| 6. 7. | 1 230 | 181 | 495 (55) | mit toter radioaktiver Fliege gefüttert |
| 9. 7. | 28 422 | 390 | 11 056 (21) | |

Die Tabelle ergibt zunächst, daß schon ein Tag nach dem Schlupf ein Teil der Jungspinnen gefüttert worden ist, daß auf der anderen Seite jedoch noch ungefütterte Tiere unter ihnen sind. An den nächsten beiden Meßtagen steigt die Aktivität erheblich an und es kommt nach 5 bis 6 Tagen zu den ersten Häutungen. Die Aktivitätszunahme ist mit dem Tod der Mutter unterbrochen; der geringe Abfall ist auf die normale Abnahme der Radioaktivität ($^{32}P$: Halbwertszeit 14,2 Tage) zurückzuführen. Damit ist zugleich bewiesen, daß die Jungspinnen ihre tote Mutter nicht aussaugen, wie es z. B. bei *Th. impressum* recht häufig geschieht.

Die zurückgebliebenen Jungen nahmen keine lebende Beute an, auch nicht, nachdem sich ein Teil von ihnen aufgrund der Regurgitationsfütterungen zum 2. Mal gehäutet hatte. Erst als ihnen eine tote radioaktive Fliege angeboten wurde, stieg die Aktivität — und zwar erheblich — an. Man kann schon daraus schließen, daß die Jungspinnen zu diesem Zeitpunkt noch auf die Zufütterung durch das Weibchen, bzw. auf dessen Beutefang angewiesen sind. Die folgenden Ergebnisse stimmen damit überein.

Wie sehr sich das Weibchen bei der Zufütterung erschöpfte, ließ sich schon vor seinem Tode erkennen, da es ein deutlich eingefallenes Abdomen zeigte (s. Abb. 2).

Aus Abbildung 3 ist die Verteilung der Radioaktivitätsmengen an den einzelnen Meßtagen bei sämtlichen gemessenen Individuen zu entnehmen,

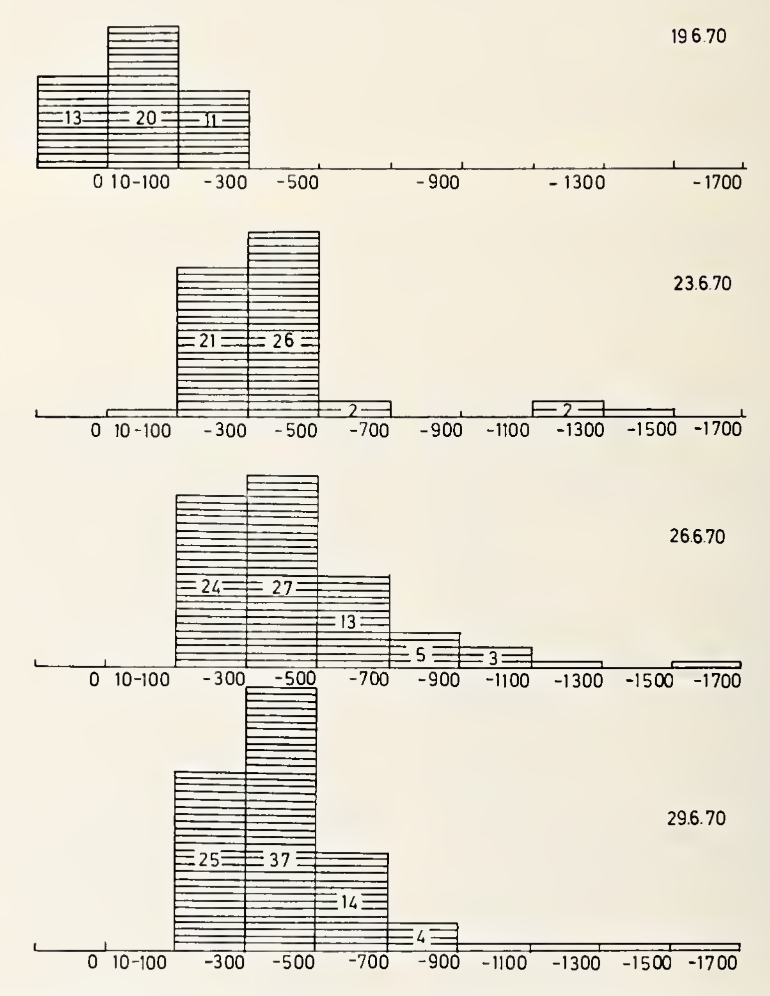



Abb. 3. *Stegodyphus lineatus:* Verteilung der Radioaktivität (Imp./100 sec.) bei den gemessenen Jungspinnen an den einzelnen Meßtagen. Auf der Ordinate ist die Zahl der Spinnen angegeben, auf der Abszisse die Radioaktivität, die in Stufen eingeteilt ist.

wobei diese in Aktivitätsstufen eingeteilt sind. Es tritt dabei deutlich in Erscheinung, daß am 1. Meßtag der Anteil ungefütterter Jungspinnen noch groß ist und daß diese in Portionen gefüttert werden. So fehlt bereits am 2. Meßtag bis auf 1 Individuum die Gruppe der Jungen mit 10—100 Imp./ 100 sec., was nur so gelesen werden kann, daß die am 1. Tag unter diese Rubrik gefallenen Spinnen erneut gefüttert wurden. Außerdem läßt sich erkennen, was auch aus den Abbildungen 1 und 2 hervorgeht, daß der Fütterungsgrad innerhalb der Jungspinnen außerordentlich divergiert. Damit erklärt sich auch, weshalb schon die ersten Häutungen außerhalb des Kokons nicht synchron verlaufen, sondern sich über eine recht große Zeitspanne erstrecken. Die Angaben bezüglich des Auftretens neuer Häutungsstufen (s. Tabelle 1 und 2) können sich deshalb nur auf die ersten festgestellten Exuvien derselben beziehen.

2. *Versuchsreihe* (Tabelle 2)

Im Unterschied zur 1. Versuchsreihe erfolgte in diesem Falle eine Zufütterung des Weibchens mit unmarkierten und mit $^{32}$P-markierten Fliegen während der Periode der Regurgitationsfütterungen. Außerdem wurden nicht nur die Radioaktivität gemessen, sondern auch die Gewichte der Jungspinnen festgestellt; aus dem Kokon entnommene, schlupfbereite Jungspinnen dieser Art wogen 0,2 mg.

Tabelle 2: Radioaktivität und Gewicht der Jungen der 2. Versuchsreihe

| Datum | Radioaktivität der Jungen (Imp./100 sec.) | | | Gewicht der Jungen | | | Bemerkungen |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | maximal | minimal | mittlere | maximal | minimal | mittleres | |
| 5. 7. 70 | | | | | | | Schlupf der Jungen |
| 6. 7. | 1 168 | 16 | 395 (19) | 0,7 | 0,2 | 0,4 | |
| 8. 7. | 2 871 | 516 | 1 226 (13) | 1,1 | 0,4 | 0,8 | |
| 10. 7. | 1 431 | 479 | 843 (17) | 1,3 | 0,7 | 0,9 | |
| 11. 7. | | | | | | | 1. Häutung |
| 13. 7. | 4 123 | 611 | 2 141 (21) | 2,6 | 0,6 | 1,7 | |
| 16. 7. | 6 805 | 971 | 4 011 (21) | 3,2 | 1,1 | 2,2 | |
| 20. 7. | 7 573 | 1 450 | 3 690 (19) | 3,1 | 1,4 | 2,4 | 2. Häutung |
| 24. 7. | 8 053 | 1 914 | 4 923 (21) | 4,9 | 1,6 | 3,1 | |

Auch in Tabelle 2 ist die Zahl der jeweils gemessenen Jungspinnen (Gesamtzahl ca. 80) in Klammern gesetzt. Die Differenzen ergeben sich aus den gleichen Gründen wie in der ersten Versuchsreihe.

Der auffälligste Unterschied zur 1. Versuchsreihe besteht darin, daß das Weibchen erst am 41. Tag nach Schlupf der Jungen starb, also wesentlich länger lebte, was auf die erfolgte Zufütterung zurückgeführt werden kann. Dies steht in Übereinstimmung damit, daß ein weiteres Weibchen, welches unter entsprechenden Bedingungen gehalten wurde und auch

annähernd die gleiche Zahl an Nachkommen hatte, am 37. Tag starb. Daß der Tod auch in diesen beiden Fällen auf die Erschöpfung durch die große Zahl der Jungspinnen zurückzuführen ist, läßt sich daraus schließen, daß ein anderes Weibchen mit nur 10 Jungspinnen deren Schlupf sehr viel länger überlebte, nämlich 129 Tage.

Ein wesentliches Ergebnis dieser Versuchsreihe ist der Nachweis von ausschließlicher Regurgitationsfütterung über die 2. Häutung hinaus. Dieser Befund begründet sich nicht nur darauf, daß bis zu diesem Zeitpunkt niemals direkte Nahrungsaufnahme der Jungen an Beute beobachtet werden konnte, sondern vor allem auf die geringe Zunahme an Radioaktivität zwischen dem 20. 7. und 24. 7., obwohl dem Weibchen im Beisein der Jungspinnen radioaktive Fliegen geboten und von diesen überwältigt wurden. Ein direktes Saugen an der Beute hätte zu einem erheblich höheren Anstieg der Radioaktivität führen müssen, wie bereits aus Tabelle 1 deutlich wird.

Sowohl aus den Angaben zur Radioaktivität als auch aus denen der Gewichte geht hervor, daß die Zufütterung auch in diesem Fall recht unter-

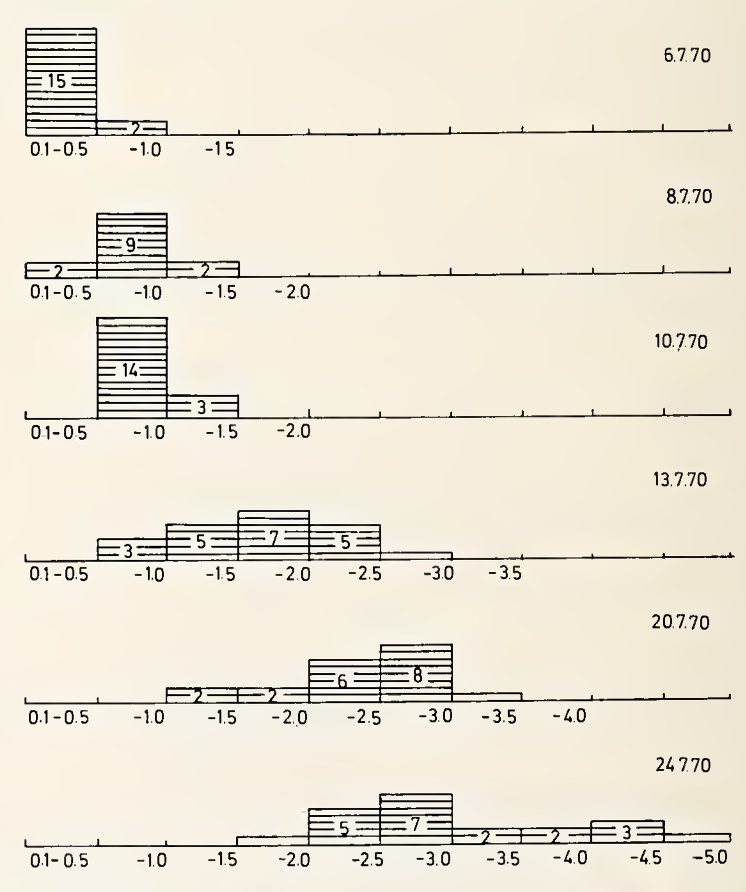



Abb. 4. *Stegodyphus lineatus:* Gewichtsverteilung (in mg) bei den Jungspinnen an den einzelnen Meßtagen. Auf der Ordinate ist die Zahl der Spinnen angegeben, auf der Abszisse sind die Gewichte in Stufen eingeteilt.

schiedlich war. Dies wird vor allem durch das folgende Blockdiagramm (Abb. 4) deutlich: Die einzelnen gemessenen Jungspinnen sind hier an den verschiedenen Meßtagen in Gewichtsklassen eingeteilt.

Das Diagramm zeigt, daß an den einzelnen Meßtagen immer höhere Gewichtsklassen auftreten. Es beweist nicht nur die Fütterung in Portionen, sondern gibt auch den immer größer werdenden Unterschied im Fütterungsgrad der Jungspinnen wieder (2 Gewichtsklassen am ersten gegenüber 7 am letzten Meßtag).

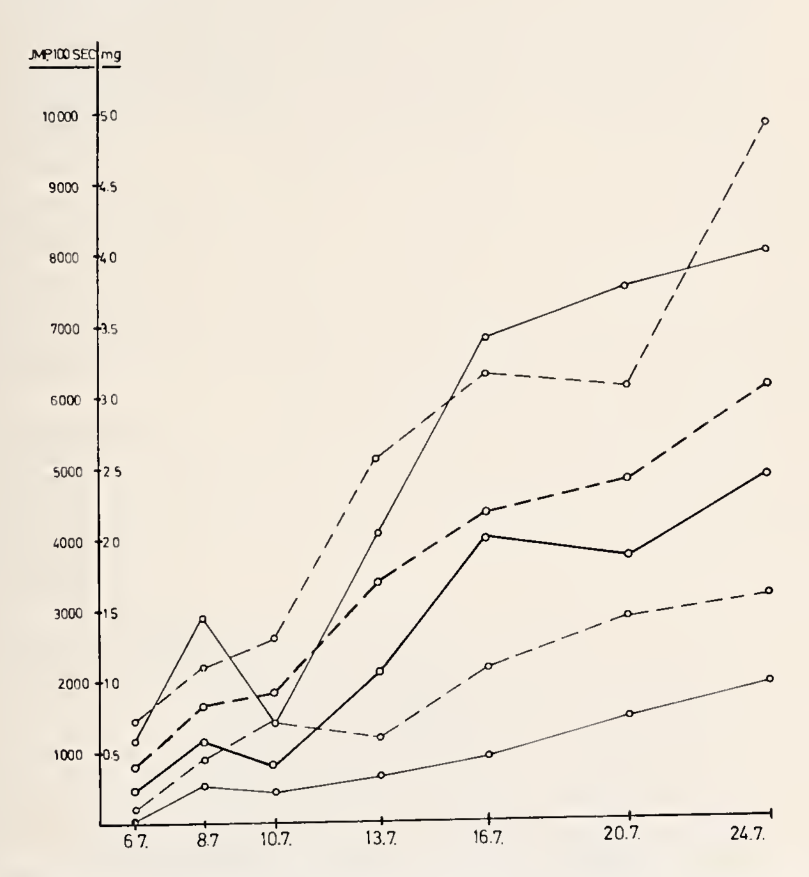



Abb. 5. *Stegodyphus lineatus:* Zunahme von Radioaktivität (Imp./100 sec.) und Gewicht (mg) bei den Jungspinnen. Durchgezogene Linie: Radioaktivität. Unterbrochene Linie: Gewichte. Dickausgezogene Linien: Mittelwerte. Dünnausgezogene Linien: Minimal- bzw. Maximalwerte.

In der Abbildung 5 ist die Zunahme der Radioaktivitäten und Gewichte graphisch dargestellt. Die genauen Zahlen können der Tabelle 2 entnommen werden.

Die Kurven zeigen die große Spanne zwischen Minimal- und Maximalwerten sowohl bezüglich der Radioaktivität als auch der Gewichte und den stetigen Anstieg der Zufütterung durch Regurgitation. Außerdem läßt sich

verfolgen, wie Radioaktivitätszunahme und Gewichtszunahme einander entsprechen. Daß die Radioaktivitätskurven unruhiger verlaufen, ist auf folgendes zurückzuführen:

Die Jungspinnen werden zu unterschiedlichen Zeiten und — wie erwiesen ist — mehrfach und dazu sicherlich in verschieden großen Portionen gefüttert; die Radioaktivität des Weibchens ist zudem in dieser Zeit Schwankungen unterworfen, da es mit radioaktiven und nicht aktiven Fliegen gefüttert wurde. Auf Messungen des Weibchens wurde aber bewußt verzichtet, um dieses durch die dazu erforderlichen Manipulationen und durch die Trennung von ihren Jungen nicht zu sehr zu irritieren.

Setzt man die absoluten Zahlen der Gewichtszunahmen bei den Jungspinnen in Beziehung zu ihrer Entwicklung, so lassen sich einige interessante Aussagen machen:

Die erste Häutungsstufe außerhalb des Kokons wird erreicht, wenn sich das Ausgangsgewicht der Jungspinnen etwa verfünffacht hat (von 0,2 auf 1,0 mg). Die 2. Häutung wird bereits erreicht, nachdem sich das Gewicht verdreifacht hat (3,0 mg). Bis dahin beruht das Heranwachsen allein auf Zufütterung durch die Mutter; auf diesem Wege wird also das Gewicht um das 15fache des Ausgangswertes vermehrt.

Nach unseren bisherigen Befunden häuten sich die Individuen von *St. lineatus* 9mal außerhalb des Kokons im weiblichen Geschlecht, im männlichen zumeist einmal weniger. Von der 3. Häutung an verdoppelt sich das Gewicht jeweils von einer Häutungsstufe zur anderen. Die Weibchen erreichen bei der Reifehäutung ein Gewicht von 400 mg, sie nehmen danach jedoch durch Fütterung bis auf ca. 1000 mg zu. Das bedeutet eine Gewichtszunahme gegenüber dem Schlupfgewicht um das 2000fache und bei voller Entwicklung sogar um das 5000fache.

Über das 2. Häutungsstadium hinaus wurden aus technischen Gründen keine weiteren Radioaktivitätsfeststellungen getroffen. Über den weiteren Verlauf der Entwicklung lassen sich jedoch noch ergänzende Anmerkungen machen:

Nach der 2. Häutung wurde beobachtet, wie die Jungspinnen sich an der gemeinsamen Nahrungsaufnahme mit der Mutterspinne beteiligten (Abb. 6). Diese brachte also Beute ein, die sie einspeichelte und den Jungen als Nahrung überließ. Trotz häufigen Beuteangebots nahm das Weibchen in dieser Zeit mehr und mehr ab. Es starb schließlich am 41. Tag nach Schlupf der Jungen. Diese hatten aber zuvor bereits damit begonnen, selbständig Fliegen zu überwältigen, wobei sie kooperierten. Sie fingen die Beute gemeinsam, speichelten sie miteinander ein und sogen sie gemeinsam aus (s. Abb. 7). Hier bot sich das gleiche Bild, wie es für permanent-soziale *Stegodyphus*-Arten für deren gesamte Lebenszeit typisch ist. Es kann nicht



Abb. 6. Gemeinsames Beuteaussaugen von Mutterspinne und Jungspinnen nach der 2. Häutung außerhalb des Kokons.

mit Sicherheit gesagt werden, ob es sich bei den selbständig und kooperativ agierenden Jungspinnen ausschließlich um solche nach der 3. Häutung gehandelt hat, oder ob sich unter ihnen auch noch einige des vorhergehenden Stadiums befanden. Deutlich wurde jedoch, daß das Weibchen für die Jungen nach der 3. Häutung keine Attraktion mehr besaß, während die Interattraktion der Jungspinnen bis nach der 5. Häutung bestehen blieb. Bis dahin gruppierten sie sich immer zu mehreren im Zuchtgefäß und erst



Abb. 7. Gemeinsames Saugen der Jungspinnen nach der 3. Häutung an Beute, die von ihnen überwältigt wurde.

danach kam es zum Auswandern einzelner und zur Anlage eigener Wohnröhren. Die selbständig gewordenen Tiere verhielten sich in einer Reihe beobachteter Fälle nunmehr gegenseitig intolerant.

## V. Diskussion der Ergebnisse

Nachdem der Nachweis von Regurgitationsfütterungen bei cribellaten Spinnen erbracht ist und eine Reihe spezieller Feststellungen erzielt werden konnten, lassen sich Vergleiche mit den ecribellaten Haubennetzspinnenarten *Theridion impressum* und *Th. notatum* ziehen, die in den letzten Jahren mit den gleichen Methoden untersucht wurden (Kullmann und Kloft 1968; Kullmann 1969; Hirschberg 1969). Es besteht kein Zweifel darüber, daß sich Eresidae und Theridiidae verwandtschaftlich nicht nahe stehen, daß sich die letzteren also nicht aus den ersteren entwickelt haben, wie es für manche Schwesterfamilien der ecribellaten und cribellaten Spinnen angenommen werden muß; in beiden Fällen muß das interessante Phänomen der Regurgitationsfütterungen selbständig, also unabhängig voneinander entstanden sein. Es liegt damit ein neues Beispiel für konvergente Entwicklung im Verhalten cribellater und ecribellater Spinnen vor (vgl. Kullmann 1970).

Auffällig ist zunächst die Tatsache, daß die beiden Gattungen, deren Vertreter in morphologischer Hinsicht jeweils nur wenig differieren, sich in bezug auf ihr Verhalten außerordentlich stark differenziert zeigen, wobei sich konvergente Übereinstimmungen in der stufenweisen Höherentwicklung zeigen: In beiden Fällen handelt es sich zunächst um Spinnen, die Insekten mit Fangnetzen erbeuten unter Verwendung der für Cribellate und Ecribellate typischen Fangfäden. Bei allen bekannten *Stegodyphus*- und vielen *Theridion*-Arten wird außer dem Fangnetz ein damit in Verbindung stehendes Wohngewebe (bei den ersteren als langgestreckte Röhre, bei den letzteren oft als Haube) angelegt. Diese dienen auch zur Unterbringung der Kokons und damit deren Schutz. Von beiden *Theridion*- und den *Stegodyphus*-Arten wird das Wohngewebe vor der Kokonherstellung besonders hergerichtet: Bei *Stegodyphus* in Form einer geräumigen „Kokonstube", die später zur „Kinderstube" wird, bei *Theridion notatum* und *Th. impressum* durch ausgeprägte sowohl tarnende als auch gegen Außeneinflüsse schützende Bestückung der Haube mit Fremdkörpern und Beuteresten, die im übrigen auch bei *Stegodyphus* Verwendung finden. Danach erfolgt auf beiden Seiten nach dem Bau des Kokons eine intensive Bewachung desselben; die Weibchen bringen ihn in Sicherheit, wenn man sie in ihrer Kinderstube behelligt. Bei den 3 hier verglichenen Arten betreiben die Mütter Geburtshilfe, indem sie die dichte Kokonhülle auflockern, bis schließlich Schlupflöcher entstehen. Damit ist die erforderliche Ausgangskonstellation für eine Brutpflege erreicht, die im wesentlichen in der Versorgung der Nachkommen mit Nahrung besteht.

Eine eigentliche Brutpflege setzt voraus, daß es zu einem Kontakt zwischen Mutter- und Jungspinnen kommt (Kullmann 1968). Sie verlangt sowohl Toleranz zwischen Mutter und Jungen und diesen untereinander als auch eine Interattraktion der Partner, d. h. einen Drang zur Vergesellschaftung für die Dauer des Zusammenlebens. Das Zusammenspiel von Mutter und Jungen kann als Kooperation bezeichnet werden. Diese läßt bei den 3 verschiedenen Arten eine deutliche Abstufung erkennen: Die Jungspinnen von *Th. impressum* beteiligen sich bereits vor der 1. Häutung außerhalb des Kokons am Beuteverzehr, die von *Th. notatum* erst nach der 1. und die von *St. lineatus* sogar erst nach der 2. Häutung. Der Anteil der Regurgitationsfütterungen beim Nahrungserwerb nimmt also zu; in der gleichen Reihenfolge zögert sich auch die Auflösung der Spinnen-Gemeinschaften hinaus: *Th. impressum* zwischen 1. und 2., *Th. notatum* zumeist nach der 3. oder 4., *St. lineatus* erst nach der 5. Häutung. Nur bei den beiden letzteren wurde gemeinsamer Beutefang der Jungen beobachtet. Die 3 Arten repräsentieren demnach einen unterschiedlichen Grad der Vergesellschaftung innerhalb der periodisch-sozialen Stufe.

Der Gedanke drängt sich auf, daß die phylogenetische Entwicklung sowohl der *Theridiidae* als auch der *Eresidae* auf dieser Stufe nicht halt gemacht hat und daß ein ursächlicher Zusammenhang zwischen den zuvor diskutierten konvergenten Erscheinungen in der Brutbiologie dieser Spinnen und der Enstehung permanent-sozialer Verhältnisse bei beiden Familien bestehen könnte; bei den Theridiiden handelt es sich um *Th. eximium* und *Achaearanea disparata,* bei den Eresiden um *St. sarasinorum* und *St. mimosarum* (letztere dürfte mit *St. gregarius* und *St. simoni* identisch sein), die dauernd in kooperativer Gesellschaft leben. Es zeichnet sich deutlich ab, daß die Verhältnisse bei *St. lineatus* und den beiden *Theridion*-Arten — also das Periodisch-Soziale — phylogenetische Vorstufen des Permanent-Sozialen darstellen; dem Geschehen der Regurgitationsfütterung dürfte dabei eine zentrale Bedeutung zukommen, da hierbei 3 Eigenschaften voll ausgebildet sein müssen, ohne die permanent-soziale Spinnen nicht denkbar sind: Toleranz, Interattraktion und Kooperation.

## VI. Zusammenfassung


Weibchen von *Stegodyphus lineatus* wurden nach Herstellung ihrer Eierkokons mit $^{32}P$ radioaktiviert. Nach Schlupf der Jungspinnen wurden diese in Abständen von mehreren Tagen auf ihre Radioaktivität hin gemessen und gewogen.

1. Die Mutterspinnen von *Stegodyphus lineatus* füttern ihre Jungen durch Regurgitation; damit ist dieser Modus der Brutfürsorge erstmalig bei einer cribellaten Spinnenart nachgewiesen.
2. Die Fütterung erstreckt sich über zwei Häutungsstufen.
3. Die Zufütterung erfolgt in Portionen; der Fütterungsgrad der einzelnen Jungspinnen divergiert mit der Zeit beträchtlich; die Häutungsintervalle werden dadurch unterschiedlich lang.

4. Nach der 2. Häutung außerhalb des Kokons beteiligen sich die Jungen gemeinsam am Verzehr von Beute, die von der Mutter überwältigt und eingespeichelt wird.
5. Erst nach der 3. Häutung findet selbständiger Beutefang der Jungen statt, die dabei kooperieren.
6. Allein durch Zufütterung der Mutter steigt das Gewicht der Jungen von 0,2 mg auf ca. 3 mg an, d. h. also auf die 15fache Menge des Ausgangsgewichts.
7. Die Individuen von *Stegodyphus lineatus* nehmen bis zur vollen Entwicklung im weiblichen Geschlecht um das ca. 5000fache ihres Schlupfgewichtes zu.
8. Die Brutfürsorge der cribellaten Art *Stegodyphus lineatus* wird den entsprechenden Verhältnissen bei den ecribellaten Haubennetzspinnen *Theridion impressum* und *Theridion notatum* gegenübergestellt.

## VII. Literatur

Hirschberg, D. (1969): Beiträge zur Biologie, insbesondere zur Brutpflege einiger Theridiiden. — Z. wiss. Zool., Bd. 179, p. 189—252.

Kullmann, E. (1968): Soziale Phaenomene bei Spinnen. — Insectes Sociaux, Vol. XV, N° 3, p. 289—298.

— (1969): Unterschiedliche Brutfürsorge bei den Haubennetzspinnen *Theridion impressum* (L. Koch) und *Theridion notatum* (Clerck) (Araneae, Theridiidae). — Zool. Anz., Suppl.-Bd. 33, Verh. Zool. Ges. 1969, p. 326—333.

— (1970): Bemerkenswerte Konvergenzen im Verhalten cribellater und ecribellater Spinnen. — Freunde des Kölner Zoo, 13. Jahrg., p. 123—150.

Kullmann, E., und W. Kloft (1968): Traceruntersuchungen zur Regurgitationsfütterung bei Spinnen (Araneae, Theridiidae). — Zool. Anz. Suppl.-Bd. 32, Verh. Zool. Ges. 1968, p. 487—497.

Millot, J., und P. Bourgin (1942): Sur la Biologie des *Stegodyphus* solitaires (Aranéides, Erésides). — Bull. biol. Fr. Belg., Bd. 76, p. 1—16.

Anschrift der Verfasser: Prof. Dr. Ernst Kullmann, Helga Sittertz, Waltraut Zimmermann, Institut für Angewandte Zoologie, 53 Bonn, An der Immenburg 1